Literatur

ALBUJA-V., L. (1982): Murciélagos del Ecuador. Quito: Escuela Politecnica Nacional.
ANTHONY, H. E. (1923): Preliminary Report on Ecuadorean Mammals. American Museum Novitates **55**, 1–14.
ARATA, A. A. (1968): Discrepancy between "dry" and "fresh" forearm measurements in bats. J. Mammalogy **49**, 155–156.
GENOWAYS, H. H.; WILLIAMS, S. L.; GROEN, J. A. (1981): Results of the Alcoa-Foundation Suriname Expeditions. V. Noteworthy Records of Surinamese Mammals Ann. Carnegie Museum **50**, 319–332.
GRAHAM, G. L. (1983): Changes in Bat Species Diversity along an elevational Gradient up the Peruvian Andes J. Mammalogy **64**, 559–571.
HERNANDEZ-CAMACHO, J.; CADENA-G., A. (1978): Notas para la revision del genero Lonchorhina (Chiroptera, Phyllostomidae). Caldasia Vol. XIII. No. **57**, 200–251.
KOOPMAN, K. F. (1983): Biogeography of the Bats of South America. In: Special Publications Pymatuning Laboratory of Ecology No. **6**, pp. 273 ff.
LINARES, O. J.; NARANJO, C. (1973): Notas acerca una coleccion de murciélagos del genero *Lonchorhina* de la cueva de Archidona, Ecuador (Chiroptera). Bol. Soc. Venezolana Espel. **4**, 175–180.
TUTTLE, M. D. (1970): Distribution and Zoogeography of Peruvian Bats with Comments on Natural History. Univ. Kans. Sci. Bull. **49**, 45–86.
VILLA-R., B. (1966): Los murciélagos de México. Mexico: Universidad Nacional Autónoma de México, Instituto de Biologia.

Anschrift des Verfassers: Dipl.-Biol. E.-H. SOLMSEN, Zoologisches Institut und Zoologisches Museum der Universität, Martin-Luther-King-Platz 3, D-2000 Hamburg 13

Untersuchungen zur Temperaturregulation bei der Wüstenrennmaus *Gerbillus perpallidus* Setzer, 1958

Von E. F. MÜLLER

Institut für Biologie III der Universität Tübingen, Abt. Physiologische Ökologie

Eingang des Ms. 1. 4. 1985

Abstract

Investigations on temperature regulation in a gerbil (Gerbillus perpallidus Setzer, 1958)

Studied was the influence of different humidities of the air on thermoregulatory responses of *Gerbillus perpallidus*. At temperatures from 15–33 °C the rectal temperature of the females is about 1 °C higher than that of the males. O_2-consumption is lowest at 33 °C (= thermoneutral zone); in the males it is ca 32 % and in the females ca 23 % below the expected level. Rectal temperature and O_2-consumption are not much influenced by the humidity of the air. The thermal conductance is not a constant value: At 15–20 °C it is close to the expected level, but increases with rising temperature. Evaporative water loss within the thermoneutral zone decreases from ca 0.8 mg H_2O/ml O_2 at 25 % rel. humidity to ca 0.5 mg H_2O/ml O_2 at 50 % rel. humidity. Nest-building considerably reduces the energetic costs for thermoregulation; the reduction is about 17 % at 15 °C in the females. The results show that with regard to thermoregulation *G. perpallidus* has developed essentially the same adaptations as most other desert-dwelling rodents.

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/85/5006-0337 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 50 (1985) 337–347
© 1985 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin
ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7

Einleitung

Die Gattung *Gerbillus* ist mit zahlreichen Arten von Afrika über die arabische Halbinsel bis nach Indien verbreitet. Die Wüstenrennmäuse bewohnen hier vorwiegend aride and semiaride Lebensräume (Lay 1983). Eine erfolgreiche Besiedelung der heißen Trockengebiete erfordert von ihnen eine Reihe von Anpassungen in der Lebensweise und in der Leistungsfähigkeit der regulatorischen Systeme, vor allem im Bereich der Temperaturregulation und des Wasserhaushaltes (Schmidt-Nielsen 1964).

Trotz der weiten Verbreitung der Wüstenrennmäuse in der südlichen Paläarktis und der Äthiopischen Region liegen erst seit kurzem Untersuchungen über Anpassungen an ihren oft extremen Lebensraum vor. Bei der ostafrikanischen Art *Gerbillus pusillus* konnte Buffenstein (1984) zeigen, daß die Fähigkeit zur Lethargie eine wesentliche Voraussetzung für ihr Vorkommen in ariden Gebieten darstellt. In Israel fand Haim (1984) bei zwei allopatrischen Arten, *Gerbillus allenbyi* und *Gerbillus nanus*, Unterschiede in der basalen Wärmeproduktion und im Umfang der thermischen Neutralzone. Er deutete dies als Anpassungen an die speziellen Bedingungen im jeweiligen Verbreitungsgebiet. Diese wenigen bisher vorliegenden Befunde lassen bereits eine große Anpassungsfähigkeit der Wüstenrennmäuse im Bereich des Energiehaushaltes erkennen.

Das Verbreitungsareal von *Gerbillus perpallidus* erstreckt sich in Ägypten westlich des Nils von der Mittelmeerküste bis etwa zum 29. Breitengrad im Süden (Osborn und Helmy 1980). Es umfaßt vorwiegend sandige Gebiete mit ausgeprägtem Wüstenklima: In den am weitesten südlich gelegenen Fundorten beträgt der mittlere Jahresniederschlag weniger als 25 mm. Wie die meisten wüstenbewohnenden Kleinsäuger weichen die Wüstenrennmäuse der Wasserknappheit durch das Anlegen von unterirdischen Wohnhöhlen aus (Fiedler 1974), in denen sie die heißen Tagesstunden verbringen.

Die vorliegende Untersuchung verfolgte vor allem zwei Ziele: Einmal sollte sie das noch spärliche Wissen über die physiologischen Anpassungen der Wüstenrennmäuse auf eine breitere Basis stellen; ferner sollte ermittelt werden, in welchem Umfange sich ein unterschiedlicher Feuchtegehalt der Luft und die Möglichkeit zum Nestbau auf die Temperaturregulation dieser Wüstennager auswirken.

Material und Methode

Die Untersuchungen wurden an insgesamt 21 Wüstenrennmäusen durchgeführt (12 ♂♂, 9 ♀♀). Die Stammeltern der im Labor leicht zu züchtenden Tiere wurden in der Oase El Fayum gefangen. Das mittlere Gewicht der Männchen betrug 56,0 g, das der Weibchen 48,7 g. Diese Werte liegen deutlich über den von Osborn und Helmy (1980) an Freilandfängen ermittelten Gewichten (Mittelwert für beide Geschlechter 36,3 g). Wahrscheinlich ist dies eine Folge der Laborhaltung; ähnliche Verhältnisse liegen auch bei *Gerbillus pyramidum* vor, wo Heyder (1968) für im Labor gehaltene Tiere mittlere Gewichte von 81,6 g (♂♂) und 61,4 g (♀♀) angibt, während bei Freilandfängen je nach Unterart das Körpergewicht im Mittel 50–55 g betrug (Osborn und Helmy 1980).

Daß es sich bei den untersuchten Tieren zweifellos um *G. perpallidus* handelt, zeigen Untersuchungen der Chromosomenzahl. Der Chromosomensatz beträgt 2n = 40 mit 4 akrozentrischen Chromosomen (Tichy pers. Mitt.), was für *G. perpallidus* charakteristisch ist; bei *G. pyramidum*, die mit *G. perpallidus* sympatrisch vorkommt, ist der Kariotyp der ägyptischen Populationen durch 2n = 38 gekennzeichnet (Lay 1983).

Das Alter der Versuchstiere betrug 3–9 Monate; die Weibchen waren nicht trächtig und hatten auch zuvor noch keine Jungen geworfen. Jeweils zwei Tiere gleichen Geschlechtes wurden zusammen in Wannen aus Kunststoff oder Glas in einem Konstantraum bei 23 ± 1 °C und 50 ± 10 % relativer Feuchte gehalten (LD 12:12 Stunden). Zum Nestbau erhielten die Wüstenrennmäuse zerzupften Verbandzellstoff (Hartmann), was zusammen mit der Holzeinstreu gern verwendet wurde. Das Futter bestand aus einem Gemisch von Haferflocken, Sonnenblumenkernen, Weizen und Kaninchen-Pellets; es wurde ergänzt durch Äpfel, Mohrrüben und Salat. Trinkwasser stand den Tieren nicht zur Verfügung.

Während der Messungen befanden sich die Wüstenrennmäuse in einer Atmungsküvette aus Plexiglas (11,5 × 9 × 8 cm), die in einem Temperaturschrank untergebracht war; die Umgebungstemperatur konnte auf ± 0,5 °C genau eingestellt werden. Es wurde nicht darauf geachtet, daß die Tiere vor Beginn der Versuche nüchtern waren. Der Luftdurchsatz betrug konstant 29 l/h. Der gewünschte Feuchtegehalt der einströmenden Luft (25 bzw. 50 % r. F.) wurde durch Mischen entsprechender Volumina von vorgetrockneter und befeuchteter Luft erreicht. Die Versuchsdauer betrug 3–5 Stunden.

Die Messung des O_2-Verbrauchs erfolgte in einem offenen System mit einem paramagnetischen O_2-Analysator (G2) der Fa. Beckman. Der O_2-Verbrauch wurde als Mittelwert über einen Zeitraum von mindestens 30 min nach einer Eingewöhnungszeit von mindestens 60 min errechnet. Alle Werte wurden auf Normalbedingungen (STPD) bezogen. Die Berechnung der Wärmeproduktion und der durch Verdunstung abgeführten Wärmemenge erfolgten mit Hilfe der Faktoren 20,1 J/l O_2 bzw. 2,43 J/kg H_2O.

Die Rektaltemperatur wurde sofort nach Ende eines Experimentes mit einem Temperaturfühler (Technoterm; Genauigkeit ± 0,1 °C) gemessen. Zur Ermittlung der evaporativen Wasserverluste dienten zwei Feuchtefühler (Vaisala HMP 14), die die relative Feuchte der Ein- bzw. Ausströmluft registrierten. Urin und Kot wurden unter Paraffinöl aufgefangen. Die Atemfrequenz wurde mit Hilfe eines Drucktransducers (BHL 4104; Bereich 0–35 mbar) aufgezeichnet. Weitere Angaben zur verwendeten Methode finden sich bei Müller und Rost (1983).

Für die Messungen zum Einfluß des Nestbaus auf den Energiehaushalt wurden die Wüstenrennmäuse in eine etwas größere Küvette gesetzt (16,5 × 11 × 10 cm) und erhielten ausreichend Nestbaumaterial, das ihrem Haltungskäfig entnommen wurde. Eine Registrierung der evaporativen Wasserabgabe war dabei nicht möglich. Der Feuchtegehalt der einströmenden Luft wurde auf 50 % r. F. eingeregelt.

Ergebnisse

Rektaltemperatur (T_{re})

Bei der Registrierung der Rektaltemperatur zeigten sich signifikante geschlechtsspezifische Unterschiede: Bei Umgebungstemperaturen (T_a) von 15–33 °C war T_{re} bei den Männchen im Mittel um ca. 1 °C niedriger als bei den Weibchen (Abb. 1). Die niedrigsten Werte traten

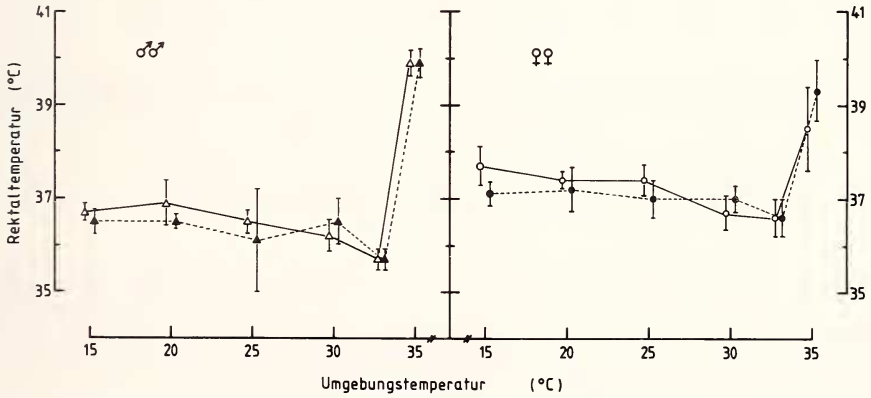

Abb. 1. Rektaltemperatur nach mehrstündigem Aufenthalt bei Temperaturen von 15–35 °C; Mittelwerte und Standardabweichungen, Offene Symbole = 25 % r.F., ausgefüllte Symbole = 50 % r.F.

in beiden Geschlechtern bei T_a 33 °C mit 35,7 ± 0,2 °C (S. D.) bei den Männchen und 36,6 ± 0,4 °C (S. D.) bei den Weibchen auf. Bei niedrigeren Umgebungstemperaturen stieg T_{re} leicht an, wobei der Anstieg bei höherer Luftfeuchtigkeit (50 % r. F.) geringer war als bei 25 % r. F. Bei T_a 35 °C stieg T_{re} steil an, wobei die Männchen eine deutlich höhere Rektaltemperatur aufwiesen als die Weibchen.

Sauerstoffverbrauch ($\dot{V}O_2$)

Der geringste O_2-Verbrauch war bei T_a 33 °C zu registrieren; bei 30 bzw. 35 °C war $\dot{V}O_2$ bereits deutlich erhöht (Abb. 2). Die thermische Neutralzone (TNZ) von *G. perpallidus* umfaßt demnach nur einen engen Temperaturbereich um 33 °C. Der Basalstoffwechsel (BMR) innerhalb der TNZ lag bei den Männchen bei 50 % r. F. um 32 %, bei den Weibchen nur um 23 % unter dem gewichtsspezifischen Erwartungswert für ein Säugetier dieser Größe (Morrison et al. 1959). Signifikante Unterschiede für die getesteten Luftfeuchtewerte ergaben sich weder im Bereich der TNZ noch bei niedrigeren Temperaturen.

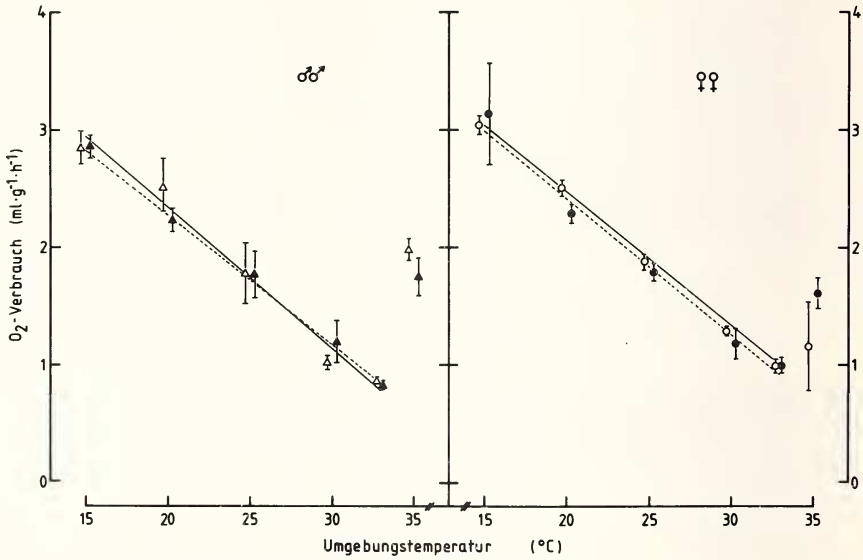

Abb. 2. O_2-Verbrauch in Abhängigkeit von der Umgebungstemperatur; Mittelwerte und Standardabweichungen. Offene Symbole = 25 % r.F., ausgefüllte Symbole = 50 % r.F. Regressionsgeraden für Temperaturen unterhalb der TNZ:

—— = ♂♂ 25 % r.F.: Y (ml O_2/g·h·°C) = 4,769 − 0,121·T_a (r = −0,97)
– – – = ♂♂ 50 % r.F.: Y (ml O_2/g·h·°C) = 4,474 − 0,110·T_a (r = −0,98)
—— = ♀♀ 25 % r.F.: Y (ml O_2/g·h·°C) = 4,784 − 0,116·T_a (r = −0,99)
– – – = ♀♀ 50 % r.F.: Y (ml O_2/g·h·°C) = 4,737 − 0,116·T_a (r = −0,97)

Bei T_a 35 °C war $\dot{V}O_2$ bei den Männchen unter beiden Feuchtebedingungen annähernd gleich groß, während bei den Weibchen ein höherer Luftfeuchtewert zu einem stärkeren Anstieg von $\dot{V}O_2$ führte. Auf sinkende Umgebungstemperaturen reagierten beide Geschlechter mit einem nahezu linearen Anstieg des O_2-Verbrauchs, bei T_a 15 °C auf etwa das 3fache des Basalstoffwechsels.

Wärmedurchgangszahl (C)

Die Wärmedurchgangszahl ist bei *G. perpallidus* bei Temperaturen unterhalb der thermischen Neutralzone kein konstanter Wert (Tab. 1). Bei Umgebungstemperaturen von 15–20 °C entspricht C den gewichtsspezifischen Erwartungswerten nach der Formel von Herreid und Kessel (1967), liegt aber bei höheren Temperaturen deutlich darüber. Ein Unterschied zwischen den getesteten Luftfeuchtewerten wurde nicht gefunden.

Tabelle 1

Wärmedurchgangszahlen (C = ml O_2/g · h · °C) von Männchen und Weibchen bei verschiedenen Temperatur/Luftfeuchte-Kombinationen unterhalb der thermischen Neutralzone

Berechnet nach der Formel $C = \frac{M}{T_{re} - T_a}$ (Morrison, 1960); M = Wärmebildung gemessen über den O_2-Verbrauch, T_{re} = Rektaltemperatur, T_a = Umgebungstemperatur

	♂♂				♀♀			
	15 °C	20 °C	25 °C	30 °C	15 °C	20 °C	25 °C	30 °C
25 % r. F.	0,131 (0,98)	0,149 (1,11)	0,155 (1,14)	0,165 (1,22)	0,134 (0,96)	0,144 (1,03)	0,151 (1,08)	0,193 (1,34)
50 % r. F.	0,133 (0,98)	0,135 (1,0)	0,159 (1,16)	0,185 (1,38)	0,142 (1,0)	0,133 (0,92)	0,148 (1,06)	0,169 (1,22)

Zahlen in Klammern = Verhältnis zwischen gemessener und gewichtsspezifischer Wärmedurchgangszahl nach der Formel von Herreid und Kessel (1967).

Evaporative Wasserabgabe (TEWL)

Erwartungsgemäß lagen die evaporativen Wasserverluste bei 25 % r. F. höher als bei 50 % r. F. (Abb. 3). Der Effekt machte sich bei den Männchen stärker bemerkbar als bei den Weibchen. Bei T_a 33 °C kam es zu einer auffallenden Reduktion der Wasserverluste, die ebenfalls bei den Männchen stärker ausgeprägt war. TEWL ging bei ihnen von ca. 0,8–1,1 ml H_2O/kg · h bei niedrigeren Temperaturen auf ca. 0,4–0,7 ml H_2O/kg · h bei T_a 33 °C zurück.

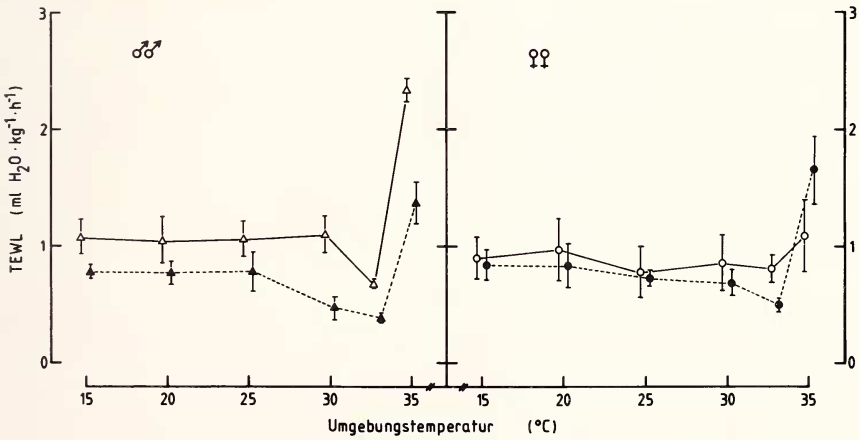

Abb. 3. Evaporative Wasserabgabe als Funktion der Umgebungstemperatur; Mittelwerte und Standardabweichungen. Offene Symbole = 25 % r.F., ausgefüllte Symbole = 50 % r.F.

Atemfrequenz (AF)

Bei den Weibchen ergab sich mit Ausnahme von T_a 35 °C kein Einfluß der getesteten Luftfeuchtewerte auf die Atemfrequenz (Abb. 4). Bei den Männchen dagegen lag AF bei Temperaturen unterhalb 30 °C bei 50 % r. F. immer signifikant über den Werten bei 25 % r. F. Ein mit dem Hecheln anderer Säugergruppen vergleichbarer Anstieg der Atemfrequenz unter Hitzebedingungen war bei den Wüstenrennmäusen nicht festzustellen. Die

deutliche Erhöhung von AF bei den Männchen von ca. 100 Atemzügen/min innerhalb der TNZ auf ca. 175 Atemzüge/min bei T_a 35 °C spiegelt eher die starke Erregung der Tiere unter diesen Bedingungen wider, als daß es eine thermoregulatorische Reaktion darstellt. Dies zeigt auch der gleichzeitige steile Anstieg des O_2-Verbrauchs (Abb. 2) und die Beobachtung, daß die Männchen bereits begannen, sich einzuspeicheln.

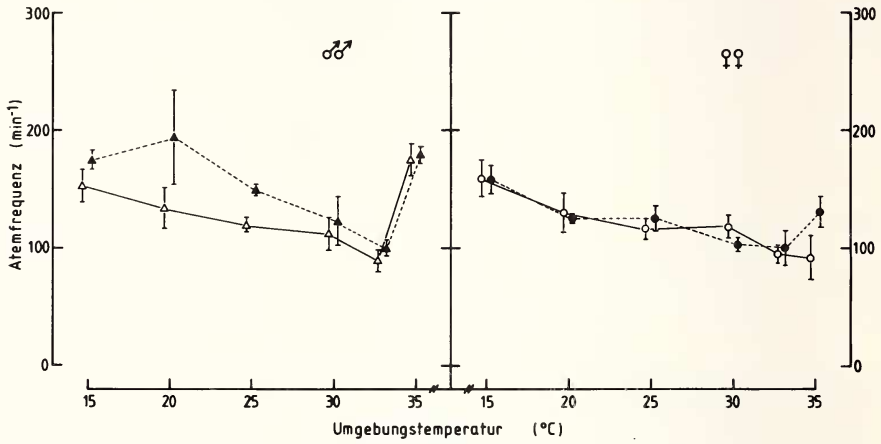

Abb. 4. Atemfrequenz bei Umgebungstemperaturen von 15–35 °C; Mittelwerte und Standardabweichungen. Offene Symbole = 25 % r.F., ausgefüllte Symbole = 50 % r.F.

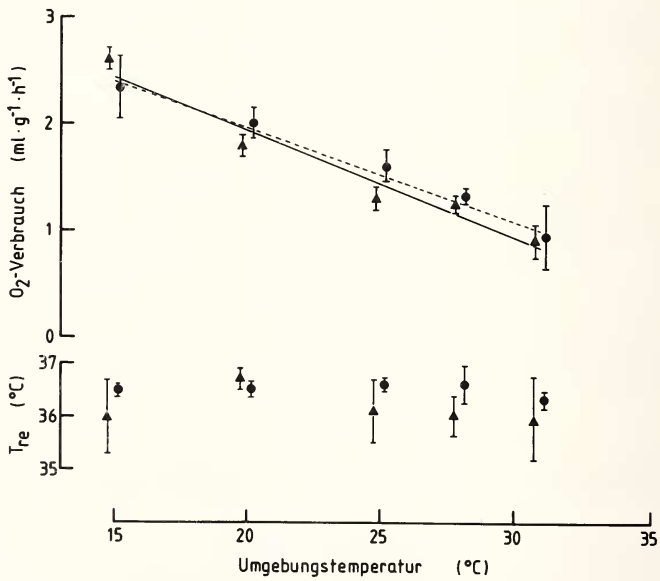

Abb. 5. O_2-Verbrauch und Rektaltemperatur nach Zugabe von Nestbaumaterial bei Umgebungstemperaturen von 15–31 °C und 50 % r.F.; Mittelwerte und Standardabweichungen. Dreiecke = Männchen, Kreise = Weibchen. Regressionsgeraden für den O_2-Verbrauch:
——— = Männchen: Y (ml O_2/g·h·°C) = 3,94 − 0,1 ·T_a (r = −0,96)
– – – = Weibchen: Y (ml O_2/g·h·°C) = 3,7 − 0,087·T_a (r = −0,93)

Einfluß des Nestbaus auf die Temperaturregulation

Die Möglichkeit zum Bau eines wärmeisolierenden Nestes wirkte sich bei niedrigen Umgebungstemperaturen sowohl auf das Niveau der Rektaltemperatur als auch auf den O_2-Verbrauch aus. Bei beiden Geschlechtern führte die Zugabe von Nestbaumaterial zu einer deutlichen Senkung der über den O_2-Verbrauch meßbaren Wärmeproduktion (Abb. 5). Bei T_a 15 °C ging $\dot{V}O_2$ von ca. 3 ml O_2/g · h ohne Nest auf ca. 2,5 ml O_2/g · h mit Nest zurück, eine Entlastung für den Energiehaushalt von fast 17 %. Der Entlastungseffekt machte sich mit abnehmender Temperatur bei den Weibchen zunehmend stärker bemerkbar als bei den Männchen. Gleichzeitig lag T_{re} bei beiden Geschlechtern um etwa 0,5 °C niedriger als bei gleichen Klimabedingungen ohne Möglichkeit zum Nestbau.

Diskussion

Ein auffallendes Ergebnis der Untersuchungen an *G. perpallidus* sind die geschlechtsspezifischen Unterschiede im Niveau der Rektaltemperatur und des Basalstoffwechsels. T_{re} ist bei den Männchen bei Umgebungstemperaturen von 15–33 °C und unabhängig von den getesteten Feuchtebedingungen immer um ca. 1 °C niedriger als bei den Weibchen. Dies könnte im Zusammenhang stehen mit der ebenfalls bei den Männchen niedrigeren basalen Wärmeproduktion. Bezogen auf den gewichtsspezifischen Erwartungswert für kleine Säugetiere (Morrison et al. 1959) liegt diese bei den Männchen um ca. 32 %, bei den Weibchen dagegen nur um ca. 23 % unter diesem theoretischen Niveau. Bei Wieselmeerschweinchen *(Galea musteloides)* fand Soppa (1982) ebenfalls Unterschiede im Niveau des Basalstoffwechsels (die Männchen haben eine höhere gewichtsspezifische Stoffwechselrate), konnte aber keine geschlechtsspezifischen Unterschiede in der Rektaltemperatur feststellen. Eine um ca. 1 °C höhere Körpertemperatur der Weibchen gegenüber den Männchen ergaben telemetrische Untersuchungen an der afrikanischen Backenmaus *(Saccostomus campestris)*; leider wurde bei der Bestimmung der Stoffwechselrate nicht nach Geschlechtern unterschieden (Uhlig 1982). Geschlechtsspezifische Unterschiede in der Höhe der Körpertemperatur fanden auch Morrison und Ryser (1959) bei *Peromyscus leucopus noveboracensis* und Sumner (1913) bei der Labormaus. Weitere Angaben hierzu lassen sich in der Literatur über kleine Nager nicht finden (Hart 1971), vermutlich weil diesem Punkt bisher noch wenig Beachtung geschenkt wurde. Die adaptive Bedeutung dieser Unterschiede im Wärme- und Energiehaushalt von Männchen und Weibchen bleibt deshalb vorerst noch unklar; ein Zusammenhang mit unterschiedlichen Reproduktionsstrategien kann vermutet werden.

Die thermische Neutralzone von *G. perpallidus* umfaßt einen engen Bereich um 33 °C. Dies stimmt mit den Befunden an anderen Wüstennagern im wesentlichen überein (Tabelle 2). Nach dieser Übersicht ist auch eine relativ niedrige basale Wärmebildung eine gemeinsame Eigenschaft aller kleinen Nagetiere, die heiße Trockengebiete besiedeln. Der in der vorliegenden Untersuchung ermittelte basale O_2-Verbrauch von *G. perpallidus* liegt noch unter dem gewichtsspezifischen Niveau für grabende Wüstennager, wie es sich nach der von Goyal und Ghosh (1983) erstellten Gleichung errechnen läßt. Der Basalstoffwechsel von *Meriones unguiculatus,* einer Art, die in ariden Gebieten mit wesentlich niedrigeren Umgebungstemperaturen vorkommt (z. T. Boden mit Permafrost), ist dagegen deutlich höher (Robinson 1959; Luebbert et al. 1979; Weiner und Gorecki 1981).

Die adaptive Bedeutung eines niedrigen basalen Energieumsatzes für Säugetiere in tropischen und subtropischen Wüsten ist bereits ausführlich erörtert worden (Zusammenfassung bei Schmidt-Nielsen 1964). Sie liegt im wesentlichen in einem sparsamen Umgang mit den Nahrungsresourcen und in der Reduktion der mit der Atmung auftretenden Wasserverluste.

Tabelle 2

Thermische Neutralzone (TNZ), Basalstoffwechsel (BMR) und Wärmedurchgangszahl (C) bei einigen Cricetidae und Muridae der paläarktischen und äthiopischen Region

Spezies	Gewicht (g)	TNZ (°C)	BMR (ml O_2/g·h)	C (ml O_2/g·h·°C)	Quelle
CRICETIDAE					
Tatera indica	125	–	–	0,062 (0,69)	Gosh et al. (1979)
Tatera indica	86,8	29–34	0,87 (0,76)	–	Goyal et al. (1981)
Meriones hurrianae	72,3	30–35	0,74 (0,62)	–	dto.
Meriones hurrianae	69	–	0,79 (0,65)	0,11 (0,91)	Goyal et al. (1982)
Gerbillus pyramidum[1]	108	30	0,82 (0,76)	0,102 (1,06)	Robinson und Henrickson (1961)
Gerbillus pyramidum	53	–	–	0,16 (1,16)	Haberey und Kayser (1959)
Gerbillus gleadowi	26,1	–	–	0,156 (0,79)	Ghosh et al. (1979)
Gerbillus allenbyi	35,3	28–35	1,10 (0,76)	0,126 (0,75)	Haim (1984)
Gerbillus nanus	28,4	33	0,78 (0,51)	0,146 (0,78)	dto.
Gerbillus perpallidus					vorliegende Arbeit
♂♂ 50 % r. F.	54–67	33	0,83 (0,68)	0,133–0,185 (0,98–1,32)	
♀♀ 50 % r. F.	47–53	33	1,0 (0,77)	0,133–0,185 (0,92–1,22)	
MURIDAE					
Malacothrix typica	21,7	33	0,95 (0,57)	0,169 (0,78)	Knight und Skinner (1981)
Saccostomus campestris	105	30	0,74 (0,68)	0,113–0,153 (1,16–1,57)	Uhlig (1982)
Acomys cahirinus	42	–	1,1 (0,79)	0,117 (0,76)	Shkolnik und Borut (1969)
Acomys russatus	51	–	0,8 (0,61)	0,122 (0,87)	dto.
Acomys russatus	60	33–37	0,75 (0,56)	0,152 (1,18)	Haim und Borut (1981)

[1] Den Gewichtsangaben nach wahrscheinlich eine *Meriones*-Art (*crassus*?). Zahlen in Klammern = Verhältnis zwischen Meßwert und gewichtsspezifischem Erwartungswert nach den Formeln von Morrison et al. (1959) für BMR und von Herreid und Kessel (1967) für C.

Wesentlich unklarer als die adaptiven Konsequenzen eines niedrigen Energieumsatzes erscheint die Bedeutung der Wärmedurchgangszahl (thermal conductance). Für die bisher untersuchten wüstenbewohnenden Nager finden sich in der Literatur überwiegend niedrige Wärmedurchgangszahlen (Tab. 2). Dies wird als Adaptation an ihren Lebensraum interpretiert (Goyal und Ghosh 1983), da die meisten Arten nachtaktiv sind und eine niedrige Wärmedurchgangszahl die energetischen Kosten für die Temperaturregulation in den oft kalten Wüstennächten reduziert. Die Ergebnisse an *G. perpallidus* weichen hiervon ab: Wie in Tabelle 1 gezeigt, ist bei dieser Art die Wärmedurchgangszahl keine konstante Größe. Bei Temperaturen von 15–20 °C entspricht sie mehr oder weniger dem gewichtsspezifischen Erwartungswert nach Herreid und Kessel (1967), liegt bei höheren Temperaturen aber deutlich darüber. Ähnliche Verhältnisse fand Uhlig (1982) auch bei *Saccostomus campestris*.

Zum Teil lassen sich diese Unterschiede durch den uneinheitlichen Modus in der Berechnung der Wärmedurchgangszahl erklären. In vielen Fällen wird die Steigung der Regressionsgeraden für den O_2-Verbrauch unterhalb der TNZ als Wärmedurchgangszahl angegeben; hierbei bleiben jedoch eventuelle Veränderungen im Niveau der Körpertemperatur unberücksichtigt. Diese Methode führt immer zu niedrigeren Werten als die allge-

mein übliche Form der Berechnung nach der in Tabelle 1 angegebenen Gleichung. Auch für *G. perpallidus* läge danach die Wärmedurchgangszahl deutlich unter dem Erwartungswert (vgl. Abb. 2). Die Unsicherheit in bezug auf die geeignetste Methode zur Berechnung der Wärmedurchgangszahl wird auch dadurch verdeutlicht, daß SHKOLNIK und BORUT (1969) für *Acomys russatus* einen wesentlich niedrigeren Wert angeben als HAIM und BORUT (1981) in einer neueren Untersuchung.

Es ist daher fraglich, ob die bisher vorliegenden Daten eine ausreichend sichere Grundlage für die Ansicht bieten, daß für nachtaktive, grabende Wüstennager eine niedrige Wärmedurchgangszahl typisch ist. Dies umso mehr als die adaptive Bedeutung im Sinne einer Energieersparnis nicht eindeutig klar ist, weil die Untersuchungen in der Regel an schlafenden oder ruhenden Tieren während des Tages durchgeführt wurden. Es erscheint nicht ohne weiteres gerechtfertigt, die so erhaltenen Werte auf die ganz anderen Bedingungen für aktive Tiere bei Nacht zu übertragen, da auch circadiane Veränderungen der Wärmedurchgangszahl bekannt sind (ASCHOFF 1981). Außerdem ist zu berücksichtigen, daß für grabende Säugetiere im allgemeinen eine hohe Wärmedurchgangszahl charakteristisch ist (MCNAB 1966; MÜLLER et al. 1979). Ein abschließendes Urteil über die adaptive Bedeutung der Wärmedurchgangszahl bei grabenden Wüstennagern erscheint daher vorerst nicht möglich.

Die evaporativen Wasserverluste von *G. perpallidus* liegen im Vergleich mit anderen Wüstennagern relativ niedrig. Bezogen auf den O_2-Verbrauch betragen sie ca. 0,8 mg H_2O/ml O_2 bei 25 % r. F. und ca. 0,5 mg H_2O/ml O_2 bei 50 % r. F. Diese Werte liegen in einem ähnlichen Bereich wie bei einigen nordamerikanischen Wüstennagern, aber deutlich niedriger als bei den meisten bisher untersuchten afrikanischen, indischen und australischen Arten (Zusammenfassung bei GOYAL et al. 1982). Allerdings sind die Angaben nur bedingt vergleichbar, da die Untersuchungen hinsichtlich der Feuchtewerte, denen die Tiere ausgesetzt waren, stark variieren. Der Einfluß des Feuchtegehaltes der Luft auf die evaporativen Wasserverluste wird aber in der vorliegenden Arbeit deutlich; vergleichbare Auswirkungen konnten auch bei anderen Arten nachgewiesen werden (EWING und STUDIER 1973; KAY 1977; CHRISTIAN 1978; WELCH 1980). Diese Befunde unterstreichen die Bedeutung des Anlegens von unterirdischen Wohnhöhlen für eine günstigere Gestaltung der Wasserbilanz in ariden Lebensräumen.

Ähnlich positive Auswirkungen für den Energiehaushalt hat der Nestbau. Bei *G. perpallidus* führte die Zugabe von Nestbaumaterial in die Atmungsküvette bei niedrigen Außentemperaturen zu einem erheblichen Rückgang des O_2-Verbrauchs. Daß der Effekt bei den Weibchen stärker war, könnte man auf einen ausgeprägteren Nestbautrieb und eine damit verbundene sorgfältigere Konstruktion des Nestes zurückführen. Bei der Weißfußmaus *(Peromyscus leucopus noveboracensis)* fanden GLASER und LUSTICK (1975), daß bei 5 °C Umgebungstemperatur der Bau eines Nestes den Energieverbrauch halbierte. Auf gleiche Temperaturbedingungen extrapoliert, ergibt sich für *G. perpallidus* eine Energieersparnis von 22 % mit Nest gegenüber der Situation ohne Nest. Vermutlich ist der Effekt unter natürlichen Bedingungen noch deutlicher, wobei das „Kontaktliegen" bei sozialen Arten die Bilanz noch günstiger gestalten kann (GLASER und LUSTICK 1975).

Insgesamt haben die Untersuchungen gezeigt, daß der Energie- und Wärmehaushalt von *G. perpallidus* im wesentlichen mit den Befunden an anderen dunkelaktiven und grabenden Wüstennagern übereinstimmt. Danach scheint die Reduktion des basalen Energieumsatzes eine wichtige Voraussetzung für das Überleben in den Trockengebieten der Tropen und Subtropen zu sein; dies führt sowohl zu einer Energie- als auch zu einer Wassereinsparung. Unklar bleibt dagegen die Bedeutung der Wärmedurchgangszahl: Hier stehen sich die Erfordernisse für einen sparsamen Umgang mit der Körperwärme und die Notwendigkeit einer ausreichenden Wärmeabfuhr insbesondere während der Grabtätigkeit entgegen. Der Umstand, daß bei *G. perpallidus* die Wärmedurchgangszahl nicht konstant ist, sondern mit fallender Umgebungstemperatur abnimmt, wird diesen Anforde-

rungen in idealer Weise gerecht. Ähnliches gilt auch für die afrikanische Backenmaus (Uhlig 1982). Sorgfältige Untersuchungen an weiteren Arten sind erforderlich, um zu sehen, ob diesem Phänomen eine allgemeinere Bedeutung zukommt.

Zusammenfassung

Untersucht wurden die Auswirkungen eines unterschiedlichen Feuchtegehaltes der Luft auf die thermoregulatorischen Reaktionen von *Gerbillus perpallidus*. Die Rektaltemperatur der Weibchen liegt bei 15–33 °C um ca. 1 °C höher als bei den Männchen. Der niedrigste O_2-Verbrauch tritt bei 33 °C auf (= thermische Neutralzone) und liegt bei den Männchen ca. 32 %, bei den Weibchen ca. 23 % unter dem Erwartungswert. Ein Einfluß des Feuchtegehaltes der Luft auf den O_2-Verbrauch läßt sich nicht nachweisen. Die Wärmedurchgangszahl ist keine konstante Größe, sondern entspricht bei 15–20 °C dem Erwartungswert, liegt bei höheren Temperaturen aber deutlich darüber. Die evaporative Wasserabgabe reduziert sich in thermisch neutraler Umgebung von ca. 0,8 mg H_2O/ml O_2 bei 25 % r. F. auf ca. 0,5 mg H_2O/ml O_2 bei 50 % r. F. Der Bau eines Nestes führt zu einer spürbaren Entlastung des Energiehaushaltes, bei den Weibchen bei 15 °C um fast 17 % gegenüber der Situation ohne Nest. Die Ergebnisse zeigen, daß *G. perpallidus* im Bereich des Energiehaushaltes im wesentlichen die gleichen Anpassungen entwickelt hat wie die meisten anderen wüstenbewohnenden Nagetiere.

Literatur

Aschoff, J. (1981): Der Tagesgang der Körpertemperatur und der Sauerstoffaufnahme bei Säugetieren als Funktion des Körpergewichtes. Z. Säugetierkunde **46**, 201–216.

Buffenstein, R. (1984): Energy and water balance during torpor and hydropenia in the pigmy gerbil, *Gerbillus pusillus*. J. Comp. Physiol. B **154**, 535–544.

Christian, D. P. (1978): Effects of humidity and body size on evaporative water loss in three desert rodents. Comp. Biochem. Physiol. **60A**, 425–430.

Ewing, W. G.; Studier, E. H. (1973): A method for control of water vapor pressure and its effect on metabolism and body temperature in *Mus musculus*. Comp. Biochem. Physiol. **45A**, 121–125.

Fiedler, U. (1974): Beobachtungen zur Biologie einiger Gerbillinen, insbesondere *Gerbillus (Dipodillus) dasyurus*, (Myomorpha, Rodentia) in Gefangenschaft. II. Ökologie. Z. Säugetierkunde **39**, 24–41.

Glaser, H.; Lustick, S. (1975): Energetics and nesting behavior of the northern white-footed mouse, *Peromyscus leucopus noveboracensis*. Physiol. Zool. **48**, 105–113.

Ghosh, P. K.; Goyal, S. P.; Prakash, I. (1979): Metabolism and ecophysiology of Rajasthan desert rodents. Thermoregulation at a moderately low temperature (21 °C) during winter. J. Arid Environments **2**, 77–83.

Goyal, S. P.; Ghosh, P. K. (1983): Body weight exponents of metabolic rate and minimal thermal conductance in burrowing desert rodents. J. Arid Environments **6**, 43–52.

Goyal, S. P.; Ghosh, P. K.; Prakash, I. (1981): Significance of body fat in relation to basal metabolic rate in some Indian desert rodents. J. Arid Environments **4**, 59–62.

— (1982): Energetic aspects of adaptation in the Indian gerbil *Meriones hurrianae* Jerdon. J. Arid Environments **5**, 69–75.

Haberey, P.; Kayser, C. (1959): Etude de la thermogenèse au froid de quelques Rongeurs d'origine saharienne. C. R. Soc. Biol. **153**, 1842–1844.

Haim, A. (1984): Adaptive variations in heat production within gerbils (genus *Gerbillus*) from different habitats. Oecologia **61**, 49–52.

Haim, A.; Borut, A. (1981): Heat production and dissipation in golden spiny mice, *Acomys russatus* from two extreme habitats. J. Comp. Physiol. B **142**, 445–450.

Hart, J. S. (1971): Rodents. In: Comparative Physiology of Thermoregulation. Ed. by G. C. Whittow. New York, London: Academic Press. Vol. 2, 1–149.

Herreid, C. F.; Kessel, B. (1967): Thermal conductance in birds and mammals. Comp. Biochem. Physiol. **21**, 405–414.

Heyder, G. (1968): Zucht und Gefangenschaftsbiologie der Wüstenrennmaus *Gerbillus pyramidum* Geoffroy 1825. Z. Versuchstierk. **10**, 298–313.

Kay, F. R. (1977): Environmental physiology of the banner-tailed kangaroo rat. II. Influences of the burrow environment on metabolism and water loss. Comp. Biochem. Physiol. **57A**, 471–477.

Knight, M. H.; Skinner, J. D. (1981): Thermoregulatory, reproductive and behavioural adaptations of the big eared desert mouse, *Malacothrix typica* to its arid environment. J. Arid Environments **4**, 137–145.

Lay, D. M. (1983): Taxonomy of the genus *Gerbillus* (Rodentia: Gerbillinae) with comments on the applications of generic and subgeneric names and an annotated list of species. Z. Säugetierkunde **48**, 329–354.

Luebbert, S. J.; McGregor, L. E.; Roberts, J. C. (1979): Temperature acclimation in the

Mongolian gerbil *(Meriones unguiculatus)*: changes in metabolic rate and the response to norepinephrine. Comp. Biochem. Physiol. 63A, 169–175.
McNab, B. K. (1966): The metabolic rate of fossorial rodents: A study of convergence. Ecology 47, 712–733.
Morrison, P. R. (1960): Some interrelations between weight and hibernation function. In: Mammalian Hibernation. Ed. by C. P. Lyman and A. R. Dawe. Harvard: Bull. Mus. Comp. Zool.
Morrison, P. R.; Ryser, F. A. (1959): Body temperature in the white-footed mouse, *Peromyscus leucopus noveboracensis*. Physiol. Zool. 32, 90–103.
Morrison, P. R.; Ryser, F. A.; Dawe, A. R. (1959): Studies on the physiology of the masked shrew *Sorex cinereus*. Physiol. Zool. 32, 256–271.
Müller, E. F.; Kamau, J. M. Z.; Maloiy, G. M. O. (1979): O_2-uptake, thermoregulation and heart rate in the springhare *(Pedetes capensis)*. J. Comp. Physiol. B 133, 187–191.
Müller, E. F.; Rost, H. (1983): Respiratory frequency, total evaporative water loss and heart rate in the kinkajou (*Potos flavus* Schreber). Z. Säugetierkunde 48, 217–226.
Osborn, D. J.; Helmy, I. (1980): The contemporary land mammals of Egypt (including Sinai). Fieldiana Zool. New Ser. no. 5.
Robinson, P. F. (1959): Metabolism of the gerbil, *Meriones unguiculatus*. Science 130, 502–503.
Robinson, P. F.; Henrickson, R. V. (1961): Metabolism of *Gerbillus pyramidum*. Nature 190, 637–638.
Schmidt-Nielsen, K. (1964): Desert animals. Physiological problems of heat and water. Oxford: Clarendon Press.
Shkolnik, A.; Borut, A. (1969): Temperature and water relations in two species of spiny mice *(Acomys)*. J. Mammalogy 50, 245–255.
Soppa, D. (1982): Physiologisch-ökologische Untersuchungen am Wieselmeerschweinchen (*Galea musteloides* Meyen, 1833). Staatsexamensarbeit, Tübingen.
Sumner, F. B. (1913): The effects of atmospheric temperature upon the temperatures of mice. J. Exp. Zool. 15, 315–377.
Uhlig, A. (1982): Untersuchungen über den Wasserhaushalt und die Temperaturregulation des afrikanischen Hamsters *Saccostomus campestris* Peters (1846). Dissertation, Tübingen.
Weiner, J.; Gorecki, A. (1981): Standard metabolic rate and thermoregulation in five species of Mongolian small mammals. J. Comp. Physiol. B 145, 127–132.
Welch, W. R. (1980): Evaporative water loss from endotherms in thermally and hygrically complex environments: An empirical approach for interspecific comparisons. J. Comp. Physiol. B 139, 135–143.

Anschrift des Verfassers: Dr. Ewald Müller, Institut für Biologie III, Abt. Physiologische Ökologie, Universität Tübingen, Auf der Morgenstelle 28, D-7400 Tübingen 1

Knorpelstrukturen im Vorderkopf des Pottwals *Physeter macrocephalus*

Von G. Behrmann und M. Klima

Institut für Meeresforschung, Abt. Nordseemuseum, Bremerhaven, und Zentrum der Morphologie der Universität Frankfurt am Main

Eingang des Ms. 24. 4. 1985

Abstract

Cartilaginous structures in the forehead of the sperm whale Physeter macrocephalus

Although the anatomy of the sperm whale head was intensively studied, no skeletal parts within the soft tissues of the big forehead are mentioned in the literature as yet. Nevertheless, the appearing of a cartilaginous rudiment extending diagonally through the whole soft parts in the head of sperm whale embryos leads to the supposition that the remnants of this embryonic element (tectum nasi with cupulae nasi anteriores) may also occur in the adults. In fact, we have found such a skeletal structure in

U.S. Copyright Clearance Center Code Statement: 0044-3468/85/5006-0347 $ 02.50/0
Z. Säugetierkunde 50 (1985) 347–356
© 1985 Verlag Paul Parey, Hamburg und Berlin
ISSN 0044-3468 / InterCode: ZSAEA 7